

3. Arboretum of the forest nursery-garden «Ak kaiyn» RSE «Zhasyl Aymak»: monograph / Zh.O. Suyundikov, A.V. Dancheva, S.V. Zalesov, M.R. Razhanov, A.N. Rakhimzhanov. Yekaterinburg: The Ural state forest engineering university, 2017. 92 p.
 4. Opletayev A.S., Zalesov S.V., Kozhevnikov A.P. New decorative form of the Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) // Agrarny vestnik Urala. 2016. № 6 (148). P. 40–44.
 5. *Fastigiata uralica* – a perspective form of Siberian spruce for the forest biotechnology / A.S. Opletayev, A.P. Kozhevnikov, S.V. Zalesov, V.G. Domari, N.K. Pryadilina // IX international congress Biotechnology: state and development prospects: February 20–22, 2017. M., V. 2. 2017. P. 161–163.
 6. Simagin V.S. Peculiarities of the bird cherry virgin biology of the generative sphere, bird cherry carpal and their hybrids// Botanical studies in Asian Russia: Mat. XI Congress of the Russian Botanical Society (August 18–22, 2003 Novosibirsk-Barnaul). Barnaul. 2003. V. 3. P. 112–113.
 7. Kozhevnikov A.P., Kozhevnikova G.M., Zhulkova T.A. Introduction and selection assessment of varieties and forms of bird cherry in the Botanical Garden of the Ural Dpt. of the Russian Academy of Sciences // Materials of the international scientific and practical conference: Non-traditional and rare plants, natural compounds and prospects of their use. VII International Symposium: V.1. Belgorod: publishing house «Polyterra», 2006. P. 55–59.
 8. Kozhevnikov A.P., Petrova E.V. Introduction and variety testing of bird cherry culture in the Middle Urals // Flora and vegetation of theanthropogenically disturbed territories: coll. sci. works of the Kemerovo Dpt. of the RBO / Ed. A.N. Kupriyanov. Kemerovo: «Irbis», 2010. Issue. 6. P. 130–134.
-

УДК 630.181:57.04

СОСТАВ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ В ЛИСТЬЯХ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ (*BETULA PENDULA* ROTH.), ДЕТЕРМИНИРУЮЩИХ ПАРАМЕТРЫ КОНСТИТУТИВНОЙ ЭНТОМОРЕЗИСТЕНТНОСТИ

Е. В. КОЛТУНОВ – доктор биологических наук, профессор,
ведущий научный сотрудник отдела лесоведения
evg_koltunov@mail.ru*

М. И. ЯКОВЛЕВА – кандидат биологических наук
научный сотрудник отдела лесоведения
hmi81@mail.ru*

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Ботанический сад
Уральского отделения Российской Академии наук,
620144, Россия, Екатеринбург, 8 Марта, 202а.
Тел.: 8-(343)-322-56-37

Ключевые слова: фенольные соединения, листья березы повислой, ВЭЖХ, конститутивная энтомо-
морезистентность.

Насекомые-вредители леса наносят заметный эколого-экономический ущерб лесному хозяйству. Несмотря на значительный интерес к этой проблеме, многие аспекты взаимоотношений в системе дерево – насекомые остаются недостаточно изученными. Особенно это касается биохимических аспектов энтоморезистентности древостоев. Поэтому целью исследований было изучение с помощью ВЭЖХ состава фенольных соединений, детерминирующих параметры конститутивной энтоморезистентности

в березовых лесах, ослабленных антропогенными факторами в условиях лесостепи Зауралья. Результаты показали, что у березовых насаждений, которые ранее не подвергались дефолиации, выявлено заметное возрастание содержания фенольных соединений (у 66,7 % фракций), по сравнению с насаждениями в затухших очагах массового размножения непарного шелкопряда. В их состав входят флавоноиды, фенолкарбоновые и гидроксикоричные кислоты, а также фенолгликозиды, которые обладают высокой антифидантной активностью. У 33,3 % содержание снижалось. Идентифицирован состав фенольных соединений, предположительно контролирующих параметры конститутивной энтоморезистентности. Обращает внимание большое количество флавоноидов в составе фенольных соединений в контрольных насаждениях, синтез которых заметно возрастает. Большинство фенольных соединений, у которых содержание заметно повышается в результате активации замедленной энтоморезистентности через 2 года после 60–70 % дефолиации, совпадает с составом фенольных соединений в листьях контрольных древостоев в данном исследовании. По нашему мнению, это может свидетельствовать о том, что параметры как индуцированной, так и конститутивной энтоморезистентности детерминируются одинаковыми фенольными соединениями.

THE COMPOSITION OF PHENOLIC COMPOUNDS IN THE LEAVES OF THE BIRCH (BETULA PENDULA ROTH.) DETERMINING OF CONSTITUTIVE ENTOMORESISTANCE PARAMETERS

E.V. KOLTUNOV – Doctor of Biological Sciences, professor,
Leading Researcher Department of Forest Science
E-mail: evg_koltunov@mail.ru*

M.I. YAKOVLEVA – Candidate of Biological Sciences,
Researcher Department of Forest Science
E-mail: hmi81@mail.ru*

Botanical Garden Ural Department of Russian Academy of Sciences
620144, Russian Federation, Yekaterinburg, 8 march, 202a,
Phone: 8-343-322-56-37

Key words: *phenolic compounds, leaves of birch, HPLC, constitutive entomoresistance*

The forest pest insects cause significant ecological and economic damage to forestry. There are many aspects of the relationship in the system: “tree-insects” remain insufficiently studied, despite the considerable interest in this problem. This especially applies to the biochemical aspects of the entomoresistance of the stands. Therefore the purpose of the investigation was to study with HPLC composition of phenolic compounds that determine the constitutive entomoresistance parameters of birch forests, weakened by anthropogenic factors in the conditions of forest-steppe of the Urals. The results showed that the birch stands that were not previously subjected to defoliation revealed a noticeable increase in the content of phenolic compounds (66,7 % of fractions), compared to the plantings in damped of the Gypsy moth outbreaks. They include flavonoids, phenolcarbonic and hydroxycinnamic acids, as well as phenolglycosides, which have high antifidant activity. From 33,3 % of the content has declined. The composition of phenolic compounds, presumably control parameters of the constitutive entomoresistance was identified. Attention is drawn to a large number of flavonoids in the composition of phenolic compounds in control plantations, the synthesis of which is markedly increasing. Most of the phenolic compounds whose content markedly increased in result of activation of slow entomoresistance through 2 years after 60–70 % defoliation coincide with the composition of phenolic compounds in the leaves of control trees in this study. In our opinion, this may indicate that, as the parameters of induced and constitutive of entomoresistance determined are the identical phenolic compounds.

Введение

Периодические крупномасштабные вспышки массового размножения лесных насекомых-фитофагов с высоким биотическим потенциалом наносят значительный эколого-экономический ущерб лесным фитоценозам. Несмотря на большое количество публикаций по этой проблеме, многие важные аспекты взаимоотношений в системе дерево – насекомые до настоящего времени остаются недостаточно изученными. К их числу относится и проблема изучения биохимических механизмов энтоморезистентности древесных растений, так как именно уровни конститутивной и индуцированной энтоморезистентности детерминируют как степень дефолиации древостоев, так и предотвращение сильной повторной дефолиации крон [1].

В системе взаимоотношений дерево – насекомые биохимический состав кормового субстрата (хвои и листьев) имеет исключительно важное значение. Это обусловлено тем, что в клетках листьев древесных растений содержится широкий набор фенольных соединений. Предполагается, что они выполняют различные биохимические функции, в том числе защитные. Так, по мнению ряда исследователей, фенолгликозиды и алкалоиды осуществляют защитные функции листьев от повреждения насекомыми (за счет антифидантных свойств) [2–4]. Флавоноиды и фенольные кислоты осуществляют антиоксидантную защиту клеток листьев [5, 6]. Задачей

данного исследования было изучение с помощью ВЭЖХ состава фенольных соединений, детерминирующих количественные параметры конститутивной энтоморезистентности в березовых лесах, ослабленных антропогенными факторами в условиях лесостепи Зауралья. В условиях полного отсутствия фактора дефолиации и весенне-летних засух в контрольных древостоях преобладающим фактором, влияющим на состав и содержание фенольных соединений, может быть уровень конститутивной энтоморезистентности.

Материалы и методы

Для хроматографического анализа проводился сбор листьев березы повислой из очагов массового размножения непарного шелкопряда на пробных площадях с ежегодно регистрируемым процентом дефолиации крон и за границей очагов, где отсутствовала дефолиация. Взятие каждой пробы осуществлялось от нескольких деревьев. Затем пробы смешивались для получения средней пробы. Очаги массового размножения находятся в Каменск-Уральском районе Свердловской области. Пробные площади располагались в березняках вблизи пос. Покровское. Контрольные пробы взяты в березняках вблизи пос. Храмцово, растущих в сходных лесорастительных условиях.

Сразу после сбора листья березы высушивали при комнатной температуре, затем размалывали. После этого навеску с 2 г размолотых листьев смешивали

с 20 мл 95 %-ного этанола. Экстракцию фенольных соединений из листьев березы проводили в обратном холодильнике на водяной бане в течение 30 мин при кипении раствора. После этого суспензию центрифугировали при 10000 g в течение 10 мин. Хроматографический анализ проводили на жидкостном хроматографе Scimadzu LC-20 со спектрофотометрическим УФ-детектором. Детектирование элюента осуществляли одновременно на двух полосах поглощения (254 и 360 нм) на хроматографической колонке PerfectSil Target ODS-3 5 мкм с обращенной фазой размерами 250 × 4,6 мм.

Градиентное элюирование проводилось в диапазоне 10–50 % со скоростью 1 мл в минуту при температуре 40 °С. Элюент А – ацетонитрил – 0,05 М фосфатный буферный раствор (рН = 3,0); элюент В – ацетонитрил : вода (9:1). Продолжительность хроматографического анализа – 50 мин при 40 °С. Из них от 0 до 30 мин проводилось градиентное элюирование в диапазоне 10–50 %, затем в течение 20 мин при концентрации 50 %. Для идентификации фенольных соединений использовали вещества-свидетели фирмы: Fluka, Sigma, Aldrich: авикулярин, апигенин, арбутин, кверцетин, изокверцетин, кафтаровая кислота, гиперозид, галловая кислота, гидрохинон, рутин, кофейная кислота, феруловая кислота, аскорбиновая кислота, 4-кофеоилхинная кислота, 5-кофеоилхинная кислота, кемпферол, лютеолин-7-глюкозид, миритетин, салицин, салидрозид.

Результаты

Хроматографический анализ (ВЭЖХ) фенольных соединений из листьев березы повислой из затухших очагов массового размножения непарного шелкопряда выявил 60 различных соединений (рисунок). ВЭЖХ фенольных соединений из листьев березы за границами очагов (в контрольных древостоях) выявил 73 различных соединения. Из общего количества фракций нами идентифицировано 21 фенольное соединение (таблица). По химическому составу это были флавоноиды, фенолкарбоновые и гидроксикоричные кислоты.

Нами проведен как тотальный сравнительный количественный попарный анализ всех выявленных при хроматографии пиков, так и анализ идентифицирован-

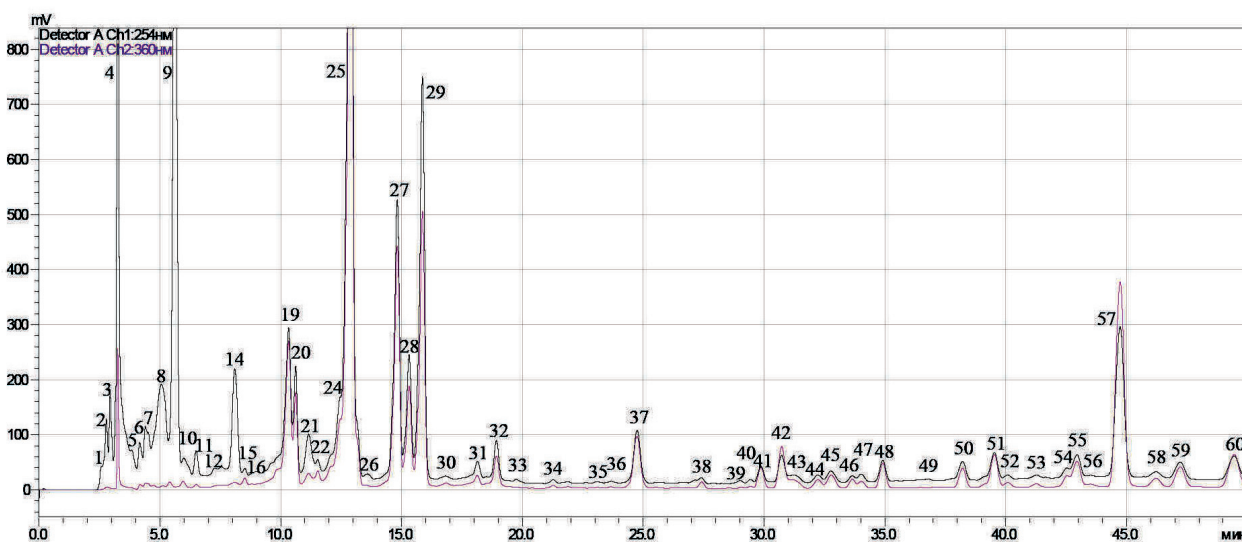
ных нами фенольных соединений. Тотальный попарный сравнительный анализ образцов из затухших очагов и контрольных древостоев (за границами очагов) убедительно продемонстрировал, что эти образцы значительно различались между собой.

В целом нами было идентифицировано три типа реакции: нейтральная (отсутствие количественных изменений в составе идентичных пиков), возрастание содержания соединения в составе фракции и его снижение.

Как показали результаты тотального сравнительного изучения хроматограмм, в образцах из очагов с максимальной дефолиацией (очаг Покровское) наблюдается значительное доминирование фракций с заметным снижением содержания соединений в пике (48,35 %) по сравнению

с таковыми на контроле. При этом обращает внимание значительный уровень изменения содержания этих соединений. Возрастание содержания фенольных соединений выявлено у 43,55 % хроматографических фракций. Нейтральная реакция (отсутствие каких-либо количественных изменений) наблюдалась у 8,06 %. В этом отношении значительно более информативным может быть анализ тенденций идентифицированных нами фенольных соединений.

Как показали результаты, примерно такой же спектр тенденций выявлен нами и при сравнительном попарном анализе идентифицированных фенольных соединений. Но распределение по характеру изменений заметно различались. Выявлено, что количество идентифицированных



ВЭЖХ фенольных соединений из листьев березы повислой в затухших очагах массового размножения непарного шелкопряда: 2 – аскорбиновая кислота; 3 – арбутин; 6 – каftarовая кислота; 9 – галловая кислота; 8 – салицин; 10 – кофейная кислота; 11 – салидрозид; 12 – 4-кофеоилхинная кислота; 19 – рутин; 20 – 5-кофеоилхинная кислота; 21 – феруловая кислота; 22 – лютеолин-7-глюкозид; 23 – изокверцетин; 24 – изокверцитрин; 25 – гиперозид; 28 – авикулярин; 30 – мирицетин; 36 – лютеолин; 37a – кверцетин; 41 – апигенин; 42 – кемпферол

HPLC of phenolic compounds from birch leaves suspended in damped outbreaks of the Gypsy moth (*Lymantria dispar* L.): 2 – ascorbic acid; 3 – arbutin; 6 – caftaric acid; 9 – gallic acid; 8 – salicin; 10 – caffeic acid; 11 – salidroside; 12 – 4-caffeoylquinic acid; 19 – rutin; 20 – 5-caffeoylquinic acid; 21 – ferulic acid; 22 – luteolin-7-glucoside; 23 – isoquercetin; 24 – isoquercitrin; 25 – hyperoside; 28 – avicularin; 30 – myricetin; 36 – luteolin; 37a – quercetin; 41 – apigenin; 42 – kaempferol

Сравнительный анализ идентифицированных фенольных соединений
в листьях березы повислой в контрольных и дефолиированных насаждениях
Comparative analysis of identified phenolic compounds in leaves
of birch leafed in control and defoliated plantings

Контроль Control		Дефолиация Defoliation		
Наименование фенольного соединения Name of phenolic compound	Абсорбция (Mv) X±SD Absorption	Абсорбция (Mv) X±SD Absorption	ВУ Retention time	λ (S360/S254)
Аскорбиновая к-та Ascorbic acid	110,87±8,32	127,67±9,38	2,7	0,0081
Арбутин Arbutin	417,93±27,14	177,59±11,65	3,01	0,0649
Галловая к-та Gallic acid	1256,5±91,18	1075,86±87,35	3,45	0,0088
Кофейная к-та Caffeic acid	39,13±2,77	19,31±1,48	6,2	0,534
Кафтаровая к-та Caftaric acid	89,13±6,59	80,0±6,15	4,23	0,093
Салицин Salicin	113,04±8,48	186,206±12,11	4,77	0,0763
Салидрозид Salidroside	69,57±4,22	63,79±4,17	6,5	0,009
Гиперозид Hyperoside	1286,96±81,79	1132,76±76,12	11,57	0,803
4-кофеилхинная к-та 4-caffeoylquinic acid	69,56±5,12	19,31±1,13	6,21	0,309
Рутин Rutin	133,9±10,97	283,01±19,71	10,24	0,921
5-кофеилхинная к-та 5-caffeoylquinic acid	137,61±11,69	200,86±14,58	10,57	0,658
Феруловая к-та Ferulic acid	103,45±7,22	81,89±5,12	11,0	0,211
Лютеолин-7-глюкозид Luteolin-7-glucoside	104,35±7,75	33,62±1,95	11,4	0,854
Изокверцитин Isoquercetin	157,82±11,17	46,55±3,18	12,25	0,926
Изокверцитрин Isoquercitrin	165,41±9,26	150,68±11,19	12,85	0,715
Авикулярин Avicularin	178,26±9,66	230,23±16,63	15,23	0,581
Мирицетин Myricetin	15,87±1,12	8,62±0,52	16,89	0,94
Лютеолин Luteolin	15,78±1,16	6,85±0,78	23,4	0,985
Кверцетин Quercetin	108,67±7,21	96,70±5,18	24,85	0,97
Апигенин Apigenin	8,67±0,61	10,09±0,75	28,9	1,18
Кемпферол Kaempferol	41,08±2,59	53,517±3,86	30,0	1,22

фенольных соединений, содержание которых снижается, было (в затухших очагах) значительно выше, чем по результатам тотального попарного сравнительного анализа, и составляло 66,7 % (см. таблицу). Количество фракций фенольных соединений, содержание которых возрастало, составляло 33,3 %. Соединений с нейтральной реакцией не было.

В первую очередь наибольшее внимания заслуживают особенности реакции фенолгликозидов, роль которых как факторов, детерминирующих параметры энтоморезистентности, была доказана ранее. Как показали результаты, содержание арбутина в листьях из затухших очагов оказалось значительно ниже, чем в контрольных древостоях. Такая же реакция наблюдалась и у салидрозидов. Наоборот, содержание салицина было заметно выше, чем в контрольных древостоях (см. таблицу). Это демонстрирует, что перечисленные нами фенолгликозиды могут рассматриваться как важные компоненты конститутивной энтоморезистентности, так как соответственно в контрольных древостоях содержание двух из них было выше. Следовательно, по этим важнейшим параметрам уровень конститутивной энтоморезистентности в древостоях вне очагов был выше. В листьях березы из затухших очагов снижалось также содержание кафтаровой, кофейной, галловой, феруловой и 4-кофеоилхиновой кислот, из флавоноидов – гиперозида, лютеолина, лютеолин-7-глюкозида, изокверцетина, изокверцитрина,

мирицетина, кверцетина (см. таблицу). Возрастание содержания фенольных соединений в затухших очагах наблюдалось у аскорбиновой кислоты, известной как сильный антиоксидант, рутина, 5-КФК, салицина, апигенина, авикулярина и кемпферола. Как известно [3], механическое повреждение листьев (дефолиация) сопровождается активизацией синтеза флавоноидов, выполняющих защитную и антиоксидантную функции. Можно предполагать, что именно с этим механизмом связано увеличение содержания флавоноидов в листьях в дефолиированных березняках [7]. Учитывая то, что поедание листьев ранее дефолиированных деревьев вызывает у непарного шелкопряда снижение выживаемости, можно предполагать, что, по крайней мере, часть фенольных соединений в листьях березы после дефолиации обладает антифидантной активностью.

В целом мы предполагаем, что и в контрольных древостоях, где полностью в период вспышки отсутствовала дефолиация, и в березняках в затухших очагах, где в 2010 г. отмечалась 60 %-ная дефолиация крон, затем ежегодно слабая дефолиация от 10 до 20 %, мы наблюдаем проявление конститутивной энтоморезистентности. Это обусловлено тем, что реакция замедленной индуцированной энтоморезистентности проявляется в основном в течение 3 лет после дефолиации. Различия же в хроматографических профилях обусловлено, по нашему

мнению, в значительной степени различиями в уровне конститутивной энтоморезистентности. Очевидно, что в контрольных березняках ее уровень значительно выше, чем в древостоях из затухших очагов. Именно по этой причине у 66,7 % фенольных соединений их содержание в листьях заметно выше, чем в листьях березы из затухших очагов. Это арбутин, кафтаровая, галловая и кофейная кислоты, гиперозид, салидрозид, лютеолин-7-глюкозид, изокверцетин, изокверцитрин, мирицетин, лютеолин, кверцитин, 4-КФК, феруловая кислота. Большое количество фенолгликозидов в их составе, как показано ранее [3, 4], обладают антифидантной активностью и обеспечивают высокий уровень конститутивной энтоморезистентности. В целом установлено, что протективными свойствами против насекомых обладают аллелохимики из всех классов вторичных метаболитов: терпеноиды, фенолы, алкалоиды [7–16]. Интересно отметить, что большинство фенольных соединений, у которых содержание заметно повышается в результате активации замедленной энтоморезистентности, через 2 года после 60–70 % дефолиации совпадают с составом фенольных соединений в листьях контрольных древостоев в данном исследовании [7]. По нашему мнению, это может свидетельствовать о том, что параметры индуцированной энтоморезистентности и конститутивной детерминируются одинаковыми фенольными соединениями.

Библиографический список

1. Бахвалов С.А., Колтунов Е.В., Мартемьянов В.В. Факторы и экологические механизмы популяционной динамики лесных насекомых-филлофагов. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. 358 с.
2. Baldwin I.T. Short-term damage-induced increases in tobacco alkaloids protect plants // *Ecologia*. 1988. Vol. 75, No 3. P. 367–370.
3. Hemming J.D.C., Lindroth R.L. Intraspecific variation in aspen phytochemistry : effects on performance of gypsy moth and forest tent caterpillars. // *Ecologia*. 1995. Vol. 103. No 1. P. 79–88.
4. Hemming J.D., Lindroth R.L. Effects of phenolic glycosides and protein on gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) and forest tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae) performance and detoxication activities // *Environ. Entomol.* 2000, Vol. 29. P. 1108–1115.
5. Grace S.C., Logan B.A., Adams W.W. Seasonal differences in foliar content of chlorogenic acid, a phenylpropanoid antioxidant, in *Mahonia repens* // *Plant, Cell and Environment*. 1998. 21: 513–521.
6. Larsson S. Host quality effects of pine sawfly performance // *Proc. 18th Int. Congr. Entomol.*, Vancouver, July 3rd – 9th, 1988: Abstr. and Author index. [Vancouver]. 1988. P. 421.
7. Колтунов Е.В., Хамидулина М.И. Влияние дефолиации на содержание фенолсодержащих соединений в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в условиях антропогенного воздействия // *Современ. проблемы науки и образования*. 2012. № 6. С. 97–105.
8. Бахвалов С.А., Кукушкина Т.А., Высочина Г.И. Влияние дефолиации на изменения количества аллолохемиков и растворимых сахаров в листьях березы повислой (*Betula pendula* L.) // *Сиб. экол. жур.* 2010. Т. 17. № 2. С. 291–297.
9. Gatehouse J. A. Plant resistance towards insect herbivores: a dynamic interaction // *New Phytologist*. 2002. Vol. 156. P. 145–169.
10. Haukioja E. Plant defenses and population fluctuations of forest defoliators: mechanism-based scenarios // *Ann. Zool. Fennici*. 2005. Vol. 42. P. 313–325.
11. Martemyanov V.V. et al. The effects of delay induced response of silver birch on gypsy moth's performance, immune responses and resistance against baculovirus // *Journal of chemical ecology*. 2012. 38(3). P. 295–305.
12. Osier T. L., Lindroth R. L. Long-term effects of defoliation on quaking aspen in relation to genotype and nutrient availability: plant growth, phytochemistry and insect performance // *Ecologia*. 2004. Mar; 139 (1). P. 55–65.
13. Hemming J.D., Lindroth R.L. Effects of phenolic glycosides and protein on gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) and forest tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae) performance and detoxication activities // *Environ. Entomol.* 2000. Vol. 29. P. 1108–1115.
14. Ossipov V. et al. Phenolic and phenolic related factors as determinants of suitability of mountain birch leaves to an herbivorous insect // *Biochem. Syst. Ecol.* 2001. V. 29. No 3. P. 223–230.
15. The effect of varying alkaloid concentrations on the feeding behavior of gypsy moth larvae, *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) / V.D. Shields, K.P. Smith, N.S. Arnold, I.M. Gordon, T.E. Shawl, D. Waranch // *Arthropod-Plant Interactions*. 2008. Vol. 2. No 2. P. 101–107.
16. Shul'ts E.E. et al. Effects of natural and artificial defoliation on the content and composition of extractive substances in birch leaves // *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2005. Vol. 41. No 1. P. 94–98.

Bibliography

1. Bahvalov S.A, Koltunov E.V., Martemyanov V.V. Factors and ecological mechanisms of forest phylophagous insects population dynamics. Novosibirsk: Izd-vo of SB RAS, 2010. 358 p.
2. Baldwin I.T. Short-term damage-induced increases in tobacco alkaloids protect plants // *Ecologia*. 1988. Vol. 75. No 3. P. 367–370.

3. Hemming J.D.C., Lindroth R.L. Intraspecific variation in aspen phytochemistry: effects on performance of gypsy moth and forest tent caterpillars. // *Ecologia*. 1995. Vol. 103. No 1. P. 79–88.
 4. Hemming J.D., Lindroth R.L. Effects of phenolic glycosides and protein on gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) and forest tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae) performance and detoxication activities // *Environ. Entomol.* 2000. Vol. 29. P. 1108–1115.
 5. Grace S.C., Logan B.A., Adams W.W. Seasonal differences in foliar content of chlorogenic acid, a phenylpropanoid antioxidant, in *Mahonia repens* // *Plant, Cell and Environment*. 1998. 21. P. 513–521.
 6. Larsson S. Host quality effects of pine sawfly performance. // *Proc. 18th Int. Congr. Entomol., Vancouver, july 3rd – 9th, 1988: Abstr. and Author index.* [Vancouver]. 1988. P. 421.
 7. Koltunov E.V., Khamidullina M.I. Influence of defoliation on the content of phenol-containing compounds in leaves of birch (*Betula pendula* Roth.) under conditions of antropogenic influence // *Modern problems of science and education*. 2012. № 6. P. 97–105.
 8. Bahvalov S.A., Kukuschkina T.A., Visochina G.A. Influence of defoliation on changes in the number of allelochemic and soluble sugars in birch leaves (*Betula pendula* L.) // *Sib. ecological. Journal*. 2010. Vol. 17. No. 2. P. 291–297.
 9. Gatehouse J.A. Plant resistance towards insect herbivores: a dynamic interaction // *New Phytologist*. 2002. Vol. 156. P. 145–169.
 10. Haukioja E. Plant defenses and population fluctuations of forest defoliators: mechanism-based scenarios // *Ann. Zool. Fennici*. 2005. Vol. 42. P. 313–325.
 11. Martemyanov V.V. et al. The effects of delay induced response of silver birch on gypsy moth's performance, immune responses and resistance against baculovirus // *Journal of chemical ecology*. 2012. 38(3). P. 295–305.
 12. Osier T. L., Lindroth R. L. Long-term effects of defoliation on quaking aspen in relation to genotype and nutrient availability: plant growth, phytochemistry and insect performance // *Ecologia*, 2004. Mar; 139 (1). P. 55–65.
 13. Hemming J.D., Lindroth R.L. Effects of phenolic glycosides and protein on gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) and forest tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae) performance and detoxication activities // *Environ. Entomol.* 2000. Vol. 29. P. 1108–1115.
 14. Ossipov V. et al. Phenolic and phenolic related factors as determinants of suitability of mountain birch leaves to an herbivorous insect // *Biochem. Syst. Ecol.* 2001. Vol. 29. No 3. P. 223–230.
 15. Shields V.D. et al. The effect of varying alkaloid concentrations on the feeding behavior of gypsy moth larvae, *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) // *Arthropod-Plant Interactions*, 2008. Vol. 2. No 2. P. 101–107.
 16. Shul'ts E. E. et al. Effects of natural and artificial defoliation on the content and composition of extractive substances in birch leaves // *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2005. Vol. 41. No 1. P. 94–98.
-